Aus dem 1. Zoologischen Institut der Universität Würzburg

Die Erscheinungszeiten der Männchen und Weibchen beim Segelfalter Iphiclides podalirius (L.)

(Lepidoptera, Papilionidae)

Von **Th. A. Wohlfahrt**

Abstract

Natural timing of the hatching process in male and female swallowtails Iphiclides podalirius (L.)

In many butterfly species the males are known to hatch before the females. As in swallowtails nearly always individuals of both sexes are seen to fly simultanously, two groups of winter pupae from *I. podalirius* have been observed for the time of hatching and checked for the sex of the butterflies. Under constant experimental conditions comparable to cloudless summerdays, among the pupae till then kept at low temperatures ($6 \pm 1^\circ$ C) for 180 days, the male ones significantly hatched one day earlier, at least during the first five days of observation. If the temperature had been kept low for 69 days only, the phase of hatching was prolonged and amounted to 16 days and the males were found to hatch by 2 days earlier. But due to the temporally high dispersion rates in this series, the overall hatching in both sexes occured at only slightly diverging intervals with no significant differences. At each singular day, though, again the males proved to be the first to hatch, with maximal rates from 7—8^h, while most of the females were registered from 9—10^h, the temperature rising to 20° C from 8^h on. In males the process of hatching exclusively seems to be stimulated by the light conditions typical of dawn, i. e. from about 6^h on. Obviously for males the threshold values of the stimulant light as the actual zeitgeber is lower than females, as seems to be the case in many other species (Aschoff 1958).

Erfahrungsgemäß erscheinen bei vielen Tagfaltern die ♂♂ vor den ♀♀ (Forster-Wohlfahrt 1977). Besonders auffallend ist diese Tatsache bei den Erebien ausgeprägt, während bei den einheimischen geschwänzten Papilioniden beide Geschlechter fast immer gleichzeitig gefunden werden. Ein aus anderer Fragestellung angesetzter Versuch am Segelfalter *Iphiclides podalirius* (L.) (Wohlfahrt 1980) bot Gelegenheit, die Schlüpfzeiten der Geschlechter zu vergleichen.

Als Material dienten n=57 gen. vern.-Puppen aus Niederösterreich, von denen nach Brechen der Diapause (1 Tag 3,5 $\pm$ 1° C) n=18 (Gruppe I) nach 69 Tagen und n=39 (Gruppe II) nach 180 Tagen Aufenthalt in 6 $\pm$ 1° C durch Wärme zur Weiterentwicklung angeregt wurden. Die Zeit des gleitenden Temperaturübergangs betrug nur 4 Tage. Die Puppen wurden anschließend in einen Kasten unter folgende Bedingungen gebracht: Langtag 15^h (6—21 Uhr einschließlich 1^h Dämmerung), Erwärmung 8—14 Uhr von 20 und 25 $\pm$ 1° C bis maximal 31 $\pm$ 1° C, also einem wolkenlosen Sommertag entsprechend. Nach 14 Uhr fiel die Temperatur verhältnismäßig rasch ab (Abb. 2). Bei fallender Temperatur schlüpfen Segelfalter äußerst selten, Luftdruck und Feuchtigkeit in biologischem Rahmen sind für ihr Erscheinen nach den Erfahrungen des Verfassers belanglos.

Unter den Puppen waren im Hinblick auf die ursprüngliche Fragestellung (Wohlfahrt 1980) die schlankeren als die vermutlich

männlichen ausgesucht worden, weil das Bestimmen des Geschlechts nach der Genitalausprägung bei angesponnenen lebenden Segelfalterpuppen Schwierigkeiten bereitet. Das Ergebnis der Zucht zeigte jedoch wieder einmal, daß die Puppengestalt nichts über das Geschlecht des Falters aussagt. Insgesamt entwickelten sich 27♂♂ und 30 ♀♀ in einem beinahe idealen Geschlechtsverhältnis.

Die Temperaturen während der Postdiapause, also vom Einbringen der Puppen in den Versuchskasten bis zum Schlüpfen des ersten Falters, mußten aus technischen Gründen in beiden Gruppen verschieden gehalten werden. Die Entwicklungsdauer der gen. aest. in verschiedenen jeweils konstanten Temperaturen ist bekannt, außerdem stehen Puppendauer und Verfärbungszeit vor dem Schlüpfen des Falters hierbei in jeweils gleichem Verhältnis, was aus guten Gründen auch für die gen. vern. angenommen werden darf (Wohlfahrt 1979). Damit lassen sich aus den Werten für die Verfärbungszeit Vergleichszahlen für die Puppendauer beziehungsweise für die Postdiapause berechnen, mit deren Hilfe die Entwicklungszeiten auf Grund der gegebenen Temperaturen zum Vergleichen auf denselben Nenner gebracht werden können. Die kleinere Vergleichszahl betrug 97,4 % der größeren, die Differenz von 2,6 % liegt unterhalb der biologisch eben noch vertretbaren Fehlergrenze von 5 %. Die Dauer der Postdiapause war also in beiden Gruppen für das Erscheinen der ersten Falter gleich, in Gruppe I schlüpften jedoch die nachfolgenden Falter später. Bei diesen erlaubte der Entwicklungsstand anscheinend noch nicht das Erscheinen in einem engeren Zeitraum. So verteilte sich in Gruppe I das Schlüpfen auf 16 Tage, in Gruppe II nur auf 5 Tage (Abb. 1). Die Anzahl der Schlüpftage war der Anzahl der Abkühlungstage ungefähr umgekehrt proportional: je kürzer die Abkühlung, desto länger der Zeitraum des Schlüpfens. In jedem Fall begannen die ♂♂ mindestens einen Tag vor den ♀♀ zu schlüpfen. Der Unterschied ist in Gruppe I mit n = 8♂♂ und 10 ♀♀ statistisch nicht zu sichern; der Vorsprung der ♂♂ kann zufällig sein, wenn schon das durchlaufende Nachhinken der ♀♀ dem zu widersprechen scheint. Bei Gruppe II ist dagegen der Unterschied sehr gut gesichert (t-Test, Pätau 1943; $p < 0{,}0002$): die ♂♂ ($n = 19$; $\overline{M} = 14{,}2$; $\log S = \pm 0{,}026$; $\log m = 0{,}006$) schlüpften ab 13. Mai, die ♀♀ ($n = 20$; $\overline{M} = 15{,}4$; $\log S = \pm 0{,}023$; $\log m = 0{,}005$) ab 14. Mai (Abb. 1 b). Da bei der Flugzeit der

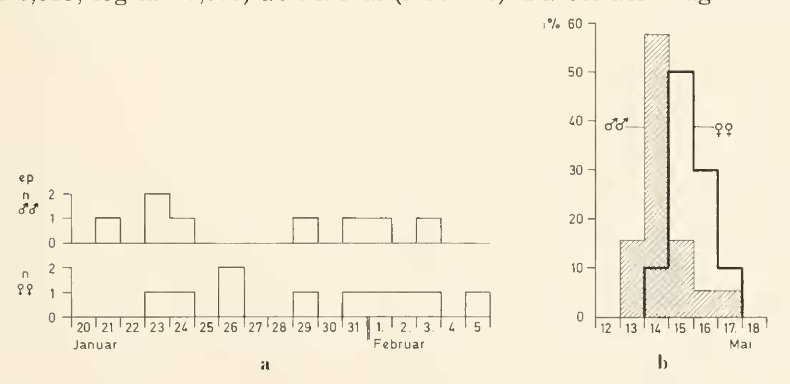


Abb. 1: *Iphiclides podalirius* (L.). Zeitliche Verteilung der Schlüpftage
a nach 69 Tagen Abkühlung (n = 8♂♂, 10 ♀♀),
b nach 180 Tagen Abkühlung (n = 19♂♂, 20 ♀♀).

gen. vern. des Segelfalters in der 1. Hälfte des Mai die Bedingungen der Gruppe II weit mehr den natürlichen Verhältnissen entsprechen, kann das zeitlich getrennte Erscheinen der ♂♂ vor den ♀♀ allgemein als gesichert gelten, wennschon im Freien Verschiebungen infolge des Mikroklimas um die einzelnen Puppen nicht auszuschließen sind, so daß hier eher der Eindruck des gleichzeitigen Auftretens der Geschlechter entstehen kann.

Auf fertig entwickelte schlüpfreife Falter in den Puppenhüllen sind von den Außenbedingungen während ihrer zeitlich zurückliegenden Puppenruhe keine Folgen mehr zu erwarten. Deshalb können zum Vergleich der Schlüpfstunden beide Gruppen zusammen genommen werden. Im Tagesverlauf ist der Schlüpfakt dagegen in hohem Maße von äußeren Faktoren (Licht, Temperatur) abhängig, was bei der Beurteilung der Ergebnisse berücksichtigt werden muß. Die ♂♂ schlüpften auch hier signifikant vor den ♀♀ (n=27♂♂; $\overline{M}$= 9,6; log S= ±0,080; log m=0,015; n=30 ♀♀; $\overline{M}$=10,2; log S= ±0,061; log m=0,01; t-Test; $p < 0,0002$). Obwohl die Differenz der Mittelwerte nur 36 Minuten beträgt, wird der Vorsprung der ♂♂ in der

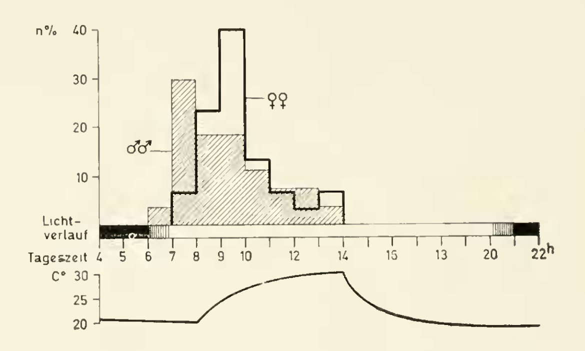


Abb. 2: *Iphiclides podalirius* (L). Verteilung des Schlüpfens auf die Tagesstunden (n = 27 ♂♂, 30 ♀♀).

Zeit von 6—10 Uhr besonders deutlich (Abb. 2). Weil nun bei den schlüpfreifen Faltern angesichts zwar hoch gesicherter, aber faktisch doch geringer Unterschiede der Schlüpftermine die Entwicklung in beiden Geschlechtern abgeschlossen ist, scheint das Vorprellen der ♂♂ ein reizphysiologisches Phänomen zu sein. Durch den Wechsel Dunkel/Licht (DL) wird das Schlüpfen freigegeben, ob der Falter jedoch erscheint, wird durch die Temperatur entschieden (Wohlfahrt 1968). Im Versuch betrug die Temperatur während der Dunkelheit 20° C. Dabei ist zu bedenken, daß bereits dieser als Nachttemperatur sehr hohe Wert die Falter zum Schlüpfen veranlassen könnte, während die zunehmende Wärme am Vormittag das Schlüpfen in jedem Fall auslöst. Abb. 2 zeigt, daß n=9 von 27♂♂ (33 %) bei 20° C schon auf DL ansprachen (Schlüpfmaximum 7—8 Uhr), während nur n=2 von 30 ♀♀ (6,7 %) als Folge des Lichts schlüpften, die überwiegende Mehrzahl jedoch das Einsetzen der Wärme abwartete (Schlüpfmaximum 9—10 Uhr). Am Ende der nächtlichen Dunkelheit sind die Falter in der Puppe dunkel adaptiert, so daß schon eine schwache Dämmerung als optischer Reiz zu wirken vermag. Die Lichtrhythmik als aktueller Zeitgeber (Aschoff 1958) bestimmt

allgemein den Zeitraum des Schlüpfens, doch wäre ein so präzises Erscheinen von Faltern noch vor dem Wärmeanstieg nur als unmittelbare Lichtwirkung zu verstehen, auf welche die ♂♂ schneller antworten.

Werden Segelfalterraupen[1]) bei Dauerlicht (LL) und täglicher Erwärmung von 10—14 Uhr gehalten und die Puppen in 25° C und Dauerdunkel (DD) gegeben, dann schlüpfen die Falter beider Geschlechter (n = 14) in etwa gleichem Abstand über den 24-Uhr-Tag verteilt (Wohlfahrt 1967a). Damit ist gezeigt, daß die tägliche Erwärmung der Raupen ohne Einfluß auf die Schlüpfzeit bleibt, folglich für ein gebündeltes Schlüpfen ein äußerer Reiz als Zeitgeber benötigt wird. Weil auf die Puppen normalerweise Tageslicht wie auch tägliche Temperaturerhöhungen einwirken, wird man zweckmäßig diese beiden Reize im Versuch trennen. Der tägliche Temperaturanstieg (18—28° C) von 10—14 Uhr wurde beibehalten, die Nacht dagegen stark verkürzt und auf 22—24 Uhr vorverlegt. Nunmehr schlüpften von n = 28 Puppen auf DL hin n = 12 Falter (6♂♂, 6♀♀) in der Zeit von 3—8 Uhr, 1♂ kam sogar erst zwischen 17 und 18 Uhr. Die Geschlechter waren also weitgehend gleichmäßig verteilt. In der Zeit der Erwärmung schlüpften n = 15 Falter (8♂♂, 7♀♀) ebenfalls in gleichmäßiger Verteilung (Wohlfahrt 1967b). Folglich können ♀♀ auch ohne besondere Erwärmung schlüpfen, und ♂♂ können durch Erwärmung unabhängig von unmittelbar zuvor gegebenem DL zum Schlüpfen angeregt werden. Aus bei LL und täglicher Erwärmung von 20 auf 30° C (10—14 Uhr) gehaltenen Puppen schlüpften die Falter ohne Einfluß der Vorbehandlung der Raupen und ohne Dauerlichtverzögerung (Wohlfahrt 1963) ebenfalls ziemlich gleichmäßig nur während des Temperaturanstiegs mit einem geringen und nachweislich zufälligen Vorsprung der ♂♂. Man kann die mittlere Verfärbungszeit samt ihrer Streubreite bei jeweils konstanten Licht- und Temperaturbedingungen berechnen. Beim Vergleich mit den individuellen Verfärbungszeiten in den Versuchen zeigt sich, daß die Endentwicklung weit über das statistisch zulässige Maß hinaus streut. Werden die Abweichungen in % der normalen Endentwicklungsdauer angegeben, dann liegen die positiven Abweichungen hauptsächlich am Anfang der Schlüpfstunden und die negativen dem Ende genähert: schlüpfreife Puppen warten das Einsetzen der Wärme ab und können so übernormale Endentwicklungszeiten ergeben, während die anderen Puppen sich mit steigender Wärme je höher, desto mehr mit dem Schlüpfen gleichsam eilen, so daß es zu extrem kurzen Endentwicklungen kommt (Wohlfahrt 1967a). Gelingt es dem Falter nicht, noch während des Wärmeanstiegs zu schlüpfen, dann bleibt er in der Puppe bis zur Erwärmung am nächsten Tag und schlüpft nach einer entsprechend überlangen Endentwicklung. Die Temperatur vermag also infolge der ungemein plastischen Endentwicklungszeit das Schlüpfen beider Geschlechter zu synchronisieren. Wenn die ♂♂ vor den ♀♀ schlüpfen würden, müßten sie auch bei zeitlich angenähert gleichem Erscheinen kürzere Endentwicklungszeiten aufweisen. Das ist nicht der Fall, Verzögerungen und Beschleunigungen halten sich die Waage, und zwischen den Geschlechtern besteht kein signifikanter Unterschied (Wilcoxon-

---

[1]) Bei den im folgenden geschilderten Versuchen wurden teils Winter- und teils Sommerpuppen aus Unterfranken verwendet. Ihre unterschiedliche Reaktion auf Temperatur ist bei der Auswertung der Verfärbungszeiten berücksichtigt, die Ergebnisse sind also vergleichbar.

Test, Pfanzagl 1967). Die ♂♂ reagieren auf die Erwärmung ebenso wie die ♀♀, folglich muß ihr in Abb. 2 dargestelltes und statistisch gesichertes früheres Schlüpfen auf der Wirkung des Lichtreizes beruhen. Damit erweist sich DL gegenüber der Wärme trotz deren enormer Wichtigkeit für das Schlüpfen als aktueller Zeitgeber (Aschoff 1958). Aus Abb. 2 geht auch deutlich hervor, daß nach Einsetzen der Wärme ♂♂ und ♀♀ weiterhin ziemlich gleichmäßig erscheinen und daß der Unterschied auf die Zeit vor der Erwärmung beschränkt bleibt.

Nach Aschoff (1958) haben ♂♂ gegenüber dem Zeitgeber Licht im allgemeinen eine niedrigere Reizschwelle als ♀♀, was auch für einige Insektenarten belegt ist. Somit wird das frühere Schlüpfen auf die Morgendämmerung hin verständlich. Hier ist ohne Zweifel auch die Ursache des allgemein früheren Erscheinens der ♂♂ zu suchen, deren Puppenzeit infolge der herabgesetzten Reizschwelle für Licht auch allgemein beschleunigt und damit verkürzt wird.

Zusammenfassend kann gesagt werden: unter weitgehend natürlichen Bedingungen schlüpften auch *Iphiclides podalirius*-♂♂ kurz vor den ♀♀, und zwar in der Flugzeit ein bis zwei Tage und am Schlüpftag praktisch eine bis zwei Stunden früher, unabhängig von der Dauer der Diapause. Eine kürzere Abkühlungszeit der Puppen wirkte sich in einem längeren Schlüpfzeitraum aus, weil die Puppen offensichtlich noch nicht den entscheidenden gleichen Entwicklungsstand aufwiesen. Längere Winterruhe gleicht die Puppen in der Entwicklung so weit aneinander an, daß mit Einsetzen der Wärme ein zeitlich eng gebündeltes Schlüpfen der Geschlechter erreicht wird Das frühere Schlüpfen der ♂♂ erscheint als Folge einer gegenüber den ♀♀ niedrigeren Reizschwelle für Licht.

Literatur

Aschoff, J. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. — Z. Tierpsychol., 15: 1—30.

Forster, W. und Th. A. Wohlfahrt, (1977): Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Bd. 1, Biologie der Schmetterlinge, 2. Aufl. — Franckh, Stuttgart.

Pätau, K. (1943): Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). — Biol. Zentralbl. 63: 152—168.

Pfanzagl, J. (1968): Allgemeine Methodenlehre der Statistik Bd. II. — W. de Gruyter, Berlin.

Wohlfahrt, Th. A. (1963): Über den Einfluß von Licht und Dunkelheit auf das Schlüpfen des Segelfalters Iphiclides podalirius (L.) gen. vern. (Lep., Papilionidae). — Verh. Deutsch. Zool. Ges.: 287—291.

— — (1967a): Wärme als potentieller Zeitgeber für das Schlüpfen des Segelfalters Iphiclides podalirius (L.). — Naturwiss. 54: 121—122.

— — (1967b): Über das Zusammenwirken von Licht und Temperatur bei der Auslösung des Schlüpfens von Iphiclides podalirius (L.) (Lep., Papilionidae). — Verh. Deutsch. Zool. Ges.: 434—439.

— — (1968): Beobachtungen über den relativen Wirkungsgrad der Zeitgeber am Ende des Puppenstadiums von Iphiclides podalirius (L.) (Lep., Papilionidae). — Verh. Deutsch. Zool. Ges.: 274—278.

— — (1979): Über Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters Iphiclides podalirius (L.) (Lepidoptera, Papilionidae). — Spixiana 2: 113—152.

— — (1980): Über das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umwelteinflüssen auf die Variabilität der f. ornata Wheeler des Segelfalters Iphiclides podalirius (L.) (Lepidoptera, Papilionidae). — Mitt. Münchn. Ent. Ges. 70: 49—63.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Th. A. Wohlfahrt, Röntgenring 10, D-8700 Würzburg.